•综述•

油茶栽培历史与长江流域油茶遗传资源

秦声远¹ 戎俊^{1,2*} 张文驹³ 陈家宽^{1,2,3}

1 (南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌大学生命科学学院, 南昌 330031)

2 (南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌 330031)

3 (复旦大学生物多样性和生态工程教育部重点实验室, 上海 200438)

摘要: 普通油茶(*Camellia oleifera*)是我国第一大木本油料作物。普通油茶作为油料作物的栽培历史, 现存确切记载不到1,000年, 长江流域可能是最早栽培油茶的地带之一。普通油茶的野生近缘种是油茶育种宝贵的遗传资源。普通油茶属于山茶科山茶属(*Camellia*)油茶组(Sect. *Oleifera*), 其野生近缘种应包括山茶属油茶组和短柱茶组(Sect. *Paracamellia*)的物种, 但油茶组和短柱茶组的划分仍有争议, 物种间的系统发育关系仍不清楚。油茶组和短柱茶组是山茶属中多倍体出现频率最高的类群, 而且存在突出的种内多倍性现象, 人工选择和种间杂交可能在其中起到促进作用。长江流域是普通油茶的主产区, 也是最主要的野生普通油茶分布区, 拥有丰富的野生普通油茶遗传资源。本研究统计了山茶属油茶组和短柱茶组物种的分布地, 并与野生普通油茶的潜在分布区进行了比较。分析结果显示, 长江流域与珠江流域的分水岭——南岭、苗岭及附近地区是油茶组和短柱茶组物种多样性最高的地区, 同时也是野生普通油茶潜在的高适生区, 可能是普通油茶及其野生近缘种潜在的种间杂交带。物种多样性从南向北呈下降趋势, 可能反映了从南向北的扩散方向。普通油茶及其野生近缘种间的潜在杂交带可能蕴含着丰富的遗传多样性, 为选择育种提供了天然的育种场, 应对这些地区优先开展研究和保护, 挖掘与利用有重要经济价值的遗传资源。

关键词: 油茶; 栽培历史; 遗传多样性; 遗传资源; 地理分布; 长江流域

Cultivation history of *Camellia oleifera* and genetic resources in the Yangtze River Basin

Shengyuan Qin¹, Jun Rong^{1,2*}, Wenju Zhang³, Jiakuan Chen^{1,2,3}

1 Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University and School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031

2 Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031

3 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200438

Abstract: *Camellia oleifera* is the dominant woody oil crop in China. According to current records, the cultivation history of *C. oleifera* as an oil crop may be less than 1,000 years, and the Yangtze River Basin may be one of the earliest cultivation areas. Wild relatives of *C. oleifera* are valuable genetic resources for breeding. *Camellia oleifera* belongs to Sect. *Oleifera* of the genus *Camellia* in the family Theaceae. Wild relatives of *C. oleifera* may include species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia*. However, the division of Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* is still under debate, and the phylogenetic relationships among species remain unresolved. Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* have the highest frequency of polyploids in the genus *Camellia*, and the same species may have various ploidies, which may be promoted by artificial selection and interspecies hybridization. The Yangtze River Basin is the main production area of *C. oleifera*, and the main distribution area of wild *C. oleifera*, thus containing rich genetic resources of wild *C. oleifera*. This study analyzed the distribution of species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* of the genus *Camellia* and

收稿日期: 2017-09-20; 接受日期: 2017-12-20

基金项目: 国家自然科学基金(31460072)和江西省“赣鄱英才 555 工程”创新创业人才引进计划

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: rong_jun@hotmail.com

compared the results with the potential distribution areas of wild *C. oleifera*. Results show that drainage divides between the Yangtze River Basin and Pearl River Basin (Nanling Mountain, Miaoling Mountain, and adjacent regions) have the highest diversity of species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia*. Meanwhile, these regions are also potential highly suitable growing regions for wild *C. oleifera*, where there may be potential interspecies hybrid zones between *C. oleifera* and its wild relative species. Species diversity decreases from the south to the north, likely representing the dispersal direction from south to north. The potential interspecies hybrid zones between *C. oleifera* and its wild relative species may contain rich genetic diversity and provide natural breeding stations for selective breeding. These regions should be priority areas for research and conservation in order to explore and utilize genetic resources with important economic values.

Key words: *Camellia oleifera*; cultivation history; genetic diversity; genetic resource; geographic distribution; Yangtze River Basin

油茶(*Camellia* spp.)泛指山茶属(*Camellia*)中种子含油率较高,具有生产价值的油用物种(陈永忠, 2008)。茶油富含油酸和亚油酸为主的不饱和脂肪酸,其营养价值可以和橄榄油媲美,是一种优质健康的食用植物油(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。在我国具有一定栽培面积和栽培历史的油茶物种主要有:普通油茶(*C. oleifera*)、小果油茶(*C. oleifera* var. *monosperma*)、越南油茶(*C. vietnamensis*)、攸县油茶(*C. yuhsienensis*)等(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。其中,普通油茶是分布最广、栽培历史最长的油茶物种,广泛分布于我国长江流域及其以南各省、自治区和直辖市,栽培面积和总产油量均占我国木本油料作物首位(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。其他油茶物种的栽培面积和产油量有限,只在局部地区有生产应用,因此本文论述的重点是普通油茶及其近缘种。

1 油茶栽培历史

油茶文献一般认为采油茶果榨油食用已有2,300多年的历史(庄瑞林, 2008),因为清代张宗法在《三农纪》中认为《山海经》已经记载油茶果可以榨油食用(邹介正等, 1989)。杨抑先生经仔细考据后认为,不仅《山海经》中没有明确记载油茶果可以榨油食用,自秦汉至宋元间有名的农书都没有相关记载,明代的农书才开始有相关记载,取油茶果榨油可能始于元代后期(约1310–1360年间),而油茶作为油料作物栽培则始于明代后期,发展于清代中后期(杨抑, 1992)。因此,油茶作为油料作物的栽培历史,现存确切记载不到1,000年。

明初俞宗本的《种树书》最先记载了对野生油茶的利用,包括人工移栽野生油茶(“移山茶”)和采

摘野生油茶果(“收茶子”)。首次较全面反映油茶生产应用的是明末徐光启的《农政全书》(杨抑, 1992)。据《农政全书》记载(石声汉, 1979):“植木生闽广江右山谷间,橡栗之属也。其树易成,材亦坚韧。若修治令劲挺者,中为杠。实如橡斗,斗无刺为异耳。斗中函子,或一或二或三四,甚似栗而壳甚薄。壳中仁皮色如榧,瓤肉亦如栗,味甚苦,而多膏油。江右闽广人,多用此油。燃灯甚明,胜于诸油,亦可食”。其中“植”指油茶,从果实中种子数1–4的描述,推断可能主要包括普通油茶和小果油茶。当时油茶在江西、福建、广东和广西应有广泛分布,当地人用种仁榨油,可作灯油也可食用。此外,茶油还有药用价值,“能疗一切疮疥,涂数次即愈。其性寒,能退湿热”;茶油还可用于印染和涂发;榨油后的茶麸可以用来烧火(石声汉, 1979)。《农政全书》中已经记载油茶种子的保存和种植方法(石声汉, 1979):“秋间收子时,简取大者,掘地作一小窖,勿令及泉,用沙土和子置窖中。至次年春分取出畦种。秋分后分栽。三年结实”。其中油茶种子的沙藏法到今天仍广泛应用。《农政全书》还描述了采油茶果榨油的方法(石声汉, 1979):“每岁于寒露前三日,收取楂子,则多油,迟则油干……碾细,蒸熟榨油如常法”。在《农政全书》之后,明末宋应星在《天工开物》中对当时可供榨油食用的植物种子进行了排名,上品是芝麻、萝卜子、黄豆和白菜子,其次是苏麻和油菜子,然后是油茶子,再次是苋菜子,下品是大麻仁,并特别指出茶油“味似猪脂,甚美”(潘吉星, 2008)。榨油后的茶麸可以引火及毒鱼(潘吉星, 2008)。

明代自然灾害频繁,对食用植物资源的挖掘与利用非常重视。明太祖朱元璋的第五子朱橚就组织编写了《救荒本草》,详细记录了明代中原地区可

食用野生植物的食用部位、加工方法和食用方法(王锦秀和汤彦承, 2015)。明代对植物资源的认识与利用达到了新高度, 李时珍的《本草纲目》巨著就是在这—历史背景下编写的。明代对野生植物资源的调查可能促进了野生油茶的认识与利用。但是, 油茶籽富含茶皂素, 直接食用极其苦涩且有—毒性, 因此最初茶油多用作灯油和药物等, 需要合适的加工技术去除大量的茶皂素才可食用。明代后期生产技术的进步, 包括铁制农具的发展、农作物栽培以及农产品加工技术的逐步完善(明末的《天工开物》有较详细的记载), 为开垦荒山种植油茶以及榨取茶油提供了有利的技术条件, 从而促进了油茶作为油料作物的栽培与利用(杨抑, 1992; 潘吉星, 2008)。长江流域和珠江流域等地区可能是最早栽培油茶的地—区。

到了清初, 随着油茶生产的发展, 在—些油茶产区(如江西宜春)开始出现了茶油贸易(杨抑, 1992)。据清代《三农纪》(出版于1760年)记载茶油“百越产者味甘, 可入蔬; 荆楚产者味苦, 可燃灯, 润发”(邹介正等, 1989), 推测当时茶油作为食用油生产主要还是在江西、浙江、福建、广东和广西等地的丘陵山区, 湖北和湖南等地的茶油由于“味苦”主要用于灯油和润发(也可能源于不同油茶物种)。根据地方志, 清代中后期南方丘陵山区才开始大面积种植油茶(杨抑, 1992)。

新中国成立以后, 为了增加油料作物生产和食用油供应, 中央人民政府政务院于1954年发出了《关于发动农民增加油料作物生产》的指示, 特别提出在广大的山区可以因地制宜发展木本油料作物, 大量种植核桃、油茶等。随后, 油茶生产得到了快速发展, 主要是对大面积荒芜的油茶林进行了垦复, 提高其产量(国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。1952年全国茶油产量为5万吨, 到1956年达8万吨, 比建国初增加了一倍(国家林业局, 2009)。当时的油茶生产还是以传统的实生苗为主, 栽培管理方式粗放(人种天养), 平均亩产茶油仅2.5 kg (国家林业局, 2009)。我国从20世纪50年代开始进行油茶遗传资源的大范围调查工作, 系统研究与良种选育工作始于60年代。但是, 油茶良种选育—直没有取得突破性进展, 且良种的生产推广和应用缓慢(国家林业局, 2009)。据《全国油茶产业发展规划(2009–2020年)》统计数据显示, 我国2009年

有油茶林面积约4,500万亩, 以普通油茶为主, 主要分布在长江流域及其以南的14个省、自治区和直辖市, 年产茶油约26万吨, 平均亩产茶油仅5.8 kg左右。长江流域是最主要的油茶产区, 其油茶面积约占全国总面积的70%。江西、湖南和广西是最主要的油茶生产省份, 其油茶面积约占全国总面积的76%。

长期以来, 国内食用油生产注重产量的增加, 油茶生产因为亩产低且不稳定、成本高, 经营上无利可图, 一度出现面积缩减、产量停滞的趋势(闵天禄, 2000)。过去10年, 随着人民生活水平的提高, 我国的食用植物油年消费量增加超过50%, 对不饱和脂肪酸含量较高的优质健康食用植物油的需求明显增长(USDA-FAS, 2017)。茶油作为营养价值高的优质食用植物油的市场需求逐步增加。目前, 我国是世界上最大的植物油消费国, 年消费量超过3,000万吨, 但是其中约7成依赖进口(USDA-FAS, 2017)。为了提高食用植物油特别是优质健康植物油的自给率, 2009年国家发展改革委、财政部和国家林业局联合印发《全国油茶产业发展规划(2009–2020年)》, 提出要大力发展油茶产业, 力争到2020年使油茶种植面积达到7,000万亩, 年产茶油250万吨。2015年国务院办公厅发布了《关于加快木本油料产业发展的意见》, 进一步强调要加快油茶等木本油料产业发展, 大力增加健康优质食用植物油供给, 切实维护国家粮油安全。大力发展油茶等木本油料产业, 还可以充分利用我国的山地丘陵土地资源, 有助于贫困山区的农民脱贫致富, 具有重要的战略意义。

目前, 我国的油茶林主要为自然林或传统农家品种人工林, 单位面积产油量较低(王瑞和陈永忠, 2015)。据最新统计数据显示(2017年11月3日《经济日报》), 2016年全国油茶的种植面积已经突破6,400万亩, 但年产茶油只有50余万吨, 平均亩产茶油不到10 kg, 距离年产茶油250万吨的目标仍有较大差距。栽培的油茶良种多为20世纪70年代从各地的自然林中通过优树选择培育的优良无性系或家系, 高产高抗新品种少, 广适性品种少, 在选育的局部区域表现良好但引种至其他区域则表现不良, 还不能满足不同区域油茶生产的需求, 因此不断选育和推广优良新品种是加快油茶产业发展的核心(王瑞和陈永忠, 2015)。油茶的野生近缘种是油茶育种宝贵

的遗传资源,了解栽培油茶与其野生近缘种的系统发育关系、野生近缘种地理分布和遗传多样性,研究重要农艺性状的变异及其分子基础,有助于挖掘与利用有价值的遗传资源,促进优良油茶品种的选育。

2 普通油茶野生近缘种系统发育及染色体倍性

普通油茶的野生近缘种可能包括山茶属油茶组(Sect. *Oleifera*)和短柱茶组(Sect. *Paracamellia*)的多个物种,但目前这两个组的划分尚存在较大争议。基于形态学特征的差异,张宏达先生从Sealy建立的短柱茶组中分离出油茶组,包括了普通油茶等

重要油茶物种(表1)(张宏达和任善湘,1998)。闵天禄先生则认为油茶组与短柱茶组的基本形态学特征一致,统一归并为油茶组(Sect. *Paracamellia*),去除了褐枝短柱茶(*C. phaeoclada*) (移入山茶组Sect. *Camellia*)、大姚短柱茶(*C. tenii*) (移入离蕊茶组Sect. *Heterogenea*)和樱花短柱茶(*C. maliflora*) (认为是园艺杂交种)(表1)(闵天禄,2000)。林秀艳等(2008)基于叶解剖特征的分析结果支持张宏达先生关于油茶组和短柱茶组的划分,同时也支持闵天禄先生去除大姚短柱茶,把狭叶油茶(*C. lanceoleosa*)作为窄叶短柱茶(*C. fluviatilis*)变种,合并短柱茶(*C.*

表1 山茶属油茶组与短柱茶组物种(张宏达和任善湘,1998; Ming & Bartholomew, 2007)
Table 1 Species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* of Genus *Camellia* (Chang & Ren, 1998; Ming & Bartholomew, 2007)

张宏达系统 Taxonomy of Chang	闵天禄系统 Taxonomy of Ming
油茶组 Sect. <i>Oleifera</i> 高州油茶 <i>C. gauchowensis</i> 狭叶油茶 <i>C. lanceoleosa</i> 茶梅 <i>C. sasanqua</i> 越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> 油茶(普通油茶) <i>C. oleifera</i> 单籽油茶 <i>C. oleifera</i> var. <i>monosperma</i> ——小果油茶 <i>C. meiocarpa</i>	油茶组 Sect. <i>Paracamellia</i> 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> ——攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> ——芳香短柱茶 <i>C. odorata</i> 小叶短柱茶 <i>C. grijsii</i> var. <i>shensiensis</i> ——陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i> 窄叶油茶 <i>C. fluviatilis</i> 大花窄叶油茶 <i>C. fluviatilis</i> var. <i>megalantha</i> ——大花短柱茶 <i>C. kissi</i> var. <i>megalantha</i> ——狭叶油茶 <i>C. lanceoleosa</i> 越南油茶 <i>C. drupifera</i> ——高州油茶 <i>C. gauchowensis</i> ——越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> 油茶(普通油茶) <i>C. oleifera</i> ——单籽油茶 <i>C. oleifera</i> var. <i>monosperma</i> ——小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> 茶梅 <i>C. sasanqua</i> * ——琉球短柱茶 <i>C. miyagii</i> ——冬红短柱茶 <i>C. hiemalis</i> 落瓣油茶 <i>C. kissi</i> 大叶落瓣油茶 <i>C. kissi</i> var. <i>confusa</i> ——小果短柱茶 <i>C. confusa</i> 短柱油茶 <i>C. brevistyla</i> ——钝叶短柱茶 <i>C. obtusifolia</i> ——粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i> 细叶短柱油茶 <i>C. brevistyla</i> var. <i>microphylla</i> ——细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i>
短柱茶组 Sect. <i>Paracamellia</i> 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> ——攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> ——芳香短柱茶 <i>C. odorata</i> 小果短柱茶 <i>C. confusa</i> 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> 大花短柱茶 <i>C. kissi</i> var. <i>megalantha</i> 窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i> 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> 冬红短柱茶 <i>C. hiemalis</i> 钝叶短柱茶 <i>C. obtusifolia</i> 樱花短柱茶 <i>C. maliflora</i> 陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i> 粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i> 大姚短柱茶 <i>C. tenii</i> 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> 褐枝短柱茶 <i>C. phaeoclada</i>	

* 茶梅应属于油茶组,但茶梅主要分布于日本,在中国仅为栽培植物,因此Flora of China没有把茶梅放在油茶组中描述。
* *C. sasanqua* belongs to Sect. *Paracamellia*. However, *C. sasanqua* is mainly distributed in Japan and occurs in China only as cultivated plants. Thus, *Flora of China* does not treat *C. sasanqua* in Sect. *Paracamellia*.

brevistyla)、钝叶短柱茶(*C. obtusifolia*)以及粉红短柱茶(*C. puniceiflora*), 合并长瓣短柱茶(*C. grijsii*)和陕西短柱茶(*C. shensiensis*)。但是, 该研究认为芳香短柱茶(*C. odorata*)和攸县油茶间差异较大, 不应合并, 且与其他油茶组和短柱茶组物种也相差较远, 不应归入任何一组(林秀艳等, 2008)。基于核糖体内转录间隔区(nrITS)序列的山茶属分子系统学分析也支持油茶组独立, 同时支持闵天禄先生把攸县油茶和落瓣短柱茶(*C. kissi*)合并到油茶组(表1); 但是其他短柱茶组物种与油茶组物种间的亲缘关系较远, 且短柱茶组物种没有聚成单系分支, 因此不支持划分独立的短柱茶组(Vijayan et al, 2009)。但是, 该分子系统学分析的争议也较大, 如油茶组和形态差异较大的瘤果茶组聚在一起, 油茶组物种间的系统发育关系还不清楚, 仅基于nrITS序列可能不足以解析近缘物种间的系统发育关系。综上所述, 还需要开展进一步的分子系统学研究, 阐明油茶组与短柱茶组不同物种间的系统发育关系, 为油茶遗传资源的发掘与利用提供参考。

油茶组和短柱茶组是山茶属中多倍体出现频率最高的类群, 而且存在突出的种内多倍性现象, 即同一物种存在不同的染色体倍性(表2) (张文驹和闵天禄, 1999)。山茶属植物的染色体基数是稳定的, 都是 $x = 15$ (张文驹和闵天禄, 1999)。以此推算, 油茶组物种有 $2x$ 、 $3x$ 、 $4x$ 、 $5x$ 、 $6x$ 、 $7x$ 和 $8x$, 短柱茶组物种有 $2x$ 、 $4x$ 、 $5x$ 和 $6x$ (表2), 其中奇数多倍体为栽培品种(张文驹和闵天禄, 1999)。油茶组和短柱茶组染色体数均为 $m > sm > st$ (或没有 st), 随体2-3, 核型主要是 $2A$ 或 $2B$ 型, 这在山茶属中是常见的(张文驹和闵天禄, 1999), 但多倍体比二倍体的核型更不对称(表2)。山茶属的核型进化趋势可能是从对称到不对称(张文驹和闵天禄, 1999), 因此同组的二倍体物种可能更为原始。山茶属的野生种主要是二倍体, 栽培种倍性变异较大, 如山茶组(Sect. *Camellia*)的许多物种用作栽培茶花, 有较多的多倍体, 也存在种内多倍性现象。由于倍性变异会影响个体、花朵和果实大小等农艺性状, 受到人工选择, 因此人工选择可能在山茶属物种的倍性变异中起到促进作用(李光涛和梁涛, 1990; 张文驹和闵天禄, 1999)。主要的栽培油茶普通油茶、小果油茶、越南油茶和攸县油茶都是多倍体, 除小果油茶外其余物种均存在种内多倍性现象(表2)。栽培的小果油茶是

四倍体, 栽培的普通油茶主要是六倍体, 栽培的越南油茶主要是八倍体, 小果油茶的果实最小而越南油茶的果实最大。果实大小是重要的农艺性状, 受到较强的人工选择, 可能由于不同倍性亲本的人工杂交导致了更多不同倍性的产生。明代《农政全书》中就记载选取大果保存以取种栽培(石声汉, 1979)。栽培油茶驯化与倍性变化间的关系值得进一步研究。此外, 山茶属每个组都有二倍体, 多倍化可能发生在组的分化之后, 同组物种间的杂交很普遍, 多倍体常是异源多倍体, 种间杂交可能在多倍化的过程中起关键作用(张文驹和闵天禄, 1999)。油茶组物种间杂交亲和性较高(Ackerman, 1971; 周盛等, 2001; 庄瑞林, 2008), 可能存在频繁的种间杂交, 因此种间杂交也可能是油茶组物种倍性多变的主要驱动力之一, 影响油茶组物种的形成与分化。种间杂交和多倍化也可能是导致油茶组和短柱茶组物种系统发育关系复杂的主要原因。

与普通油茶有较近亲缘关系的物种应属于油茶组, 主要有小果油茶、越南油茶和高州油茶(*C. gauchowensis*), 其中普通油茶与小果油茶的亲缘关系最近。小果油茶最初由胡先骕先生命名为*C. meiocarpa*, 在张宏达系统中作为普通油茶的变种单籽油茶(*C. oleifera* var. *monosperma*), 闵天禄系统则认为其小枝、叶、花和果的基本特征与普通油茶相似, 仅叶、花及果较小, 可能是普通油茶在栽培条件下的变异。但油茶育种工作者普遍认为小果油茶在形态特征上与普通油茶有明显区别: 小果油茶果实种子数主要是1-3, 普通油茶主要是4以上; 小果油茶是四倍体而栽培的普通油茶主要是六倍体。因此把小果油茶作为单独的物种, 沿用胡先骕先生的命名*C. meiocarpa* (庄瑞林, 2008; 姚小华和黄勇, 2013)。基于微卫星分子标记的分析显示, 小果油茶与普通油茶间的遗传分化较低, 可能存在频繁的种间杂交和基因渐渗; 同域分布的小果油茶与普通油茶间的亲缘关系很近, 超过异域分布的小果油茶间的亲缘关系; 推测小果油茶与普通油茶极有可能是同一物种, 支持张宏达系统把小果油茶作为普通油茶的变种(姚小华和黄勇, 2013)。四倍体的小果油茶也有可能是普通油茶的祖先种之一, 通过与另外的二倍体野生种杂交, 然后多倍化形成异源六倍体的普通油茶。关于普通油茶的起源和驯化还需要进一步的研究。

表2 山茶属油茶组和短柱茶组物种核型
Table 2 Karyotypes of species in Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* of Genus *Camellia*

物种 Species	核型 Karyotype								参考文献 Reference
	2n	m	sm	st	sat	L/S	AR	Type	
油茶组 Sect. <i>Oleifera</i>									
高州油茶 <i>C. gauchowensis</i>	30	17	12	1		1.46	1.72	2A	Gu & Sun, 1997
茶梅 <i>C. sasanqua</i>	45								Zhang & Ming, 1999
	60								Zhang & Ming, 1999
	75								Zhang & Ming, 1999
	90								Zhang & Ming, 1999
	105								Zhang & Ming, 1999
	120								Zhang & Ming, 1999
越南油茶 <i>C. vietnamensis</i>	105	61	37	7	2	1.87	1.76	2A	Zhang & Ming, 1999
	120	86	26	8	2	2.89	1.56	2B	Zhang & Ming, 1999
	120	56	48	16		1.70	2.01	2A	Mo, 1990
普通油茶 <i>C. oleifera</i>	30	24	4	2	2	2.00	1.44	2A	Li, 1981
	60								Zhang & Ming, 1999
	90	60	29	1	3				Zhang & Ming, 1999
	90	60	22	8		2.38	1.70	2B	Zhang & Ming, 1999
单籽油茶 <i>C. oleifera</i> var. <i>monosperma</i>									
——小果油茶 <i>C. meiocarpa</i>	60								Zhuang, 2008
短柱茶组 Sect. <i>Paracamellia</i>									
长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i>	30	22	6	2	2	1.83	1.55	2A	Zhang & Ming, 1999
	30	25	5						Zhang & Ming, 1999
	30	20	7	3		1.78	1.85	2A	Lü et al, 1993
	60								Zhang & Ming, 1999
	75								Zhang & Ming, 1999
——攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i>	60								Zhuang, 2008
	75								Zhuang, 2008
	90								Zhuang, 2008
	90	61	23	6		2.01	1.72	2B	Zhang & Ming, 1999
	90	60	24	6	2	2.12	1.61	2B	Zhang & Ming, 1999
落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i>	30	22	4	4		1.48	1.73	2A	Huang & Xu, 1985
	30								Zhang & Ming, 1999
	60								Zhang & Ming, 1999
	75								Zhang & Ming, 1999
窄叶短柱茶 <i>C. fluviatilis</i>	30	16	14		2	1.30	1.67	2A	Qi et al, 1986
短柱茶 <i>C. brevistyla</i>	30	18	10	2		2.06	1.71	2B	Zhang & Ming, 1999

2n: 染色体数; m: 中部着丝点区; sm: 近中部着丝点区; st: 近端部着丝点区; sat: 随体; L/S: 最长染色体长度/最短染色体长度; AR: 平均臂比; Type: 核型类型。
2n, Number of chromosomes; m, Median region; sm, Submedian region; st, Subterminal region; sat, Satellite; L/S, Longest chromosome/shortest chromosome; AR, Average arm ratio; Type, Karyotype type.

3 普通油茶野生近缘种的分布与多样性

崔相艳等(2016)基于生态位模型预测了野生普

通油茶的潜在分布。根据最大熵(MaxEnt)模型的预测结果, 野生普通油茶的潜在分布区大部分位于中国, 与我国亚热带常绿阔叶林的分布区基本吻合,

高适生区主要可以分为三大区域: (1)东北-西南走向的武夷山脉及附近的群山区域; (2)东西走向的南岭山脉及附近的群山区域; (3)东北-西南走向的武陵山脉及附近的群山区域(崔相艳等, 2016)。野生普通油茶的潜在分布区主要位于长江流域及其以南的低山丘陵地区, 中高适生区的面积约56%位于长江流域, 占长江流域总面积约46%。因此, 长江流域是野生普通油茶最主要的分布区域, 可能拥有丰富的野生普通油茶遗传资源。长江流域也是普通油茶作为油料植物最早利用、驯化和栽培的地区, 是目前普通油茶的主产区, 也可能与该地区丰富的野生普通油茶遗传资源有关。

为了解普通油茶野生近缘种的分布, 依据张宏达分类(表1), 对中国数字植物标本馆(CVH, <http://www.cvh.org.cn/>)中山茶属油茶组和短柱茶组相关物种的分布数据进行了分析。为反映物种的自然分布, 参照崔相艳等(2016)的处理, 对于小果油茶、越南油茶、高州油茶和短柱茶, 筛选了油茶大规模栽培以前的数据(早于1960年)。小果油茶的分布点还参考了姚小华和黄勇(2013)的研究数据。攸县油茶和粉红短柱茶的分布点还参考了《山茶属植物主要原种彩色图集》(高继银等, 2005)。茶梅、琉

球短柱茶和冬红短柱茶在我国是栽培品种, 樱花短柱茶可能是园艺杂交种, 褐枝短柱茶和大姚短柱茶可能不属于油茶组与短柱茶组, 因此不考虑这些物种的分布数据。去除重复的标本数据以及没有地理位置信息的数据, 删除有栽培记录的数据。根据《中国植物志》中描述的相关物种的地理分布范围(张宏达和任善湘, 1998), 对在分布范围以外的标本进行仔细鉴别, 去除错误鉴定的标本。分布区域的物种多样性采用辛普森指数近似估计, 即: $D_s = 1 / \sum_{i=1}^s p_i^2$,

其中S是物种数, p_i 是第*i*个物种的分布点数占所有物种分布点总数的比例。物种的染色体倍性根据表2的数据计算。结果如表3所示。

油茶组和短柱茶组物种多样性最高的区域是南岭山脉及其附近的群山区域, 其次是苗岭地区(表3), 这些区域也是野生普通油茶主要的高适生区(崔相艳等, 2016)。南岭是长江流域与珠江流域的分水岭, 是亚热带与中亚热带的分界线, 是华南地区阻挡北方寒潮的重要屏障, 具有较高的生物多样性, 可能是第四纪冰期潜在的植物避难所(陈冬梅等, 2011; 邢福武等, 2011; 吴雪琴等, 2013; 叶俊伟等, 2017)。本研究结果也提示南岭地区可能是第

表3 普通油茶野生近缘种的分布与多样性(中国数字植物标本馆; 高继银等, 2005; 姚小华和黄勇, 2013)

Table 3 Distributions and diversity of wild relative species of *Camellia oleifera* (Chinese Virtual Herbarium; Gao et al, 2005; Yao & Huang, 2013)

分布区域 Distribution	物种数 No. species	物种(分布点数) Species (No. distribution sites)	物种多样性 Species diversity	染色体倍性 Ploidy
南岭地区(粤北、桂北、赣南和湘南交界地带, 包括南岭、越城岭、都庞岭、大庾岭、骑田岭、大瑶山、九连山及附近地区) Nanling Mountains regions (Boundary regions of North Guangdong, North Guangxi, South Jiangxi and South Hunan, including Nanling, Yuechengling, Dupangling, Dayuling, Qitianling, Dayaoshan, Jiulianshan mountains and adjacent regions)	7	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (12) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (11) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (9) 窄叶短柱茶 <i>C. fluvialis</i> (9) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (5) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (3) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (1)	0.815	2, 4, 6
苗岭地区(黔中部和黔东南地区, 包括苗岭及九万大山附近区域) Miaoling Mountains regions (Central and South-east Guizhou, including Miaoling and Jiuwandashan mountains and adjacent regions)	5	小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (3) 钝叶短柱茶 <i>C. obtusifolia</i> (2) 越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> (1) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.750	2, 4, 8
岭南山地(南岭以南的粤中南部和桂东部山区) South of Nanling Mountains regions (South of Nanling Mountains, including Central and South Guangdong and East Guangxi mountains regions)	5	落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (12) 越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> (7) 窄叶短柱茶 <i>C. fluvialis</i> (4) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (4) 高州油茶 <i>C. gauchowensis</i> (2)	0.728	2, 4, 8

表3 (续) Table 3 (continued)

分布区域 Distribution	物种数 No. species	物种(分布点数) Species (No. distribution sites)	物种多样性 Species diversity	染色体倍性 Ploidy
南海地区(雷州半岛、十万大山、北部湾地区和海南岛) South China Sea regions (Leizhou Peninsula, Shiwandashan Mountains, Beibu Gulf regions and Hainan Island)	4	越南油茶 <i>C. vietnamensis</i> (8) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (7) 窄叶短柱茶 <i>C. fluvialis</i> (7) 小果短柱茶 <i>C. confusa</i> (2)	0.712	2, 4, 8
武夷山地区(赣东和闽中南区域, 包括武夷山、戴云山及附近区域) Wuyi Mountains regions (East Jiangxi, Central and South Fujian, including Wuyi Mountains, Daiyun Mountain and adjacent regions)	6	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (21) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (12) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (5) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (1) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (1) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (1)	0.635	2, 4, 6
武陵山地区(鄂、湘、渝、黔交界地带, 包括武陵山、大娄山、方斗山、明月山及附近区域) Wuling Mountains regions (Boundary regions of Hubei, Hunan, Chongqing and Guizhou, including Wuling Mountains, Daloushan, Fangdoushan, Mingyue Mountains and adjacent regions)	7	长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (15) 陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i> (3) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (2) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (2) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (1) 窄叶短柱茶 <i>C. fluvialis</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.608	2, 4, 6
罗霄山地区(湘东部和赣西部的山区, 包括罗霄山、武功山、九岭山及附近区域) Luoxiao Mountains regions (East Hunan and West Jiangxi mountains, including Luoxiao Mountains, Wugong Mountains, Jiuling Mountains and adjacent regions)	4	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (7) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (2) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (2) 粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i> (1)	0.597	2, 4, 6
秦岭-巴山地区(秦岭、大巴山、米仓山、巫山及附近区域) Qinling-Bashan Mountains regions (Qinling, Dabashan, Micangshan, Wushan Mountains and adjacent regions)	3	陕西短柱茶 <i>C. shensiensis</i> (9) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (4) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (3)	0.586	2, 4, 6
湖南中西部山地(湘中西部山地, 包括雪峰山、衡山及附近地区) Central and West Hunan Mountains regions (Central and West Hunan Mountains, including Xuefeng Mountains, Hengshan Mountains and adjacent regions)	4	细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (6) 攸县油茶 <i>C. yuhsienensis</i> (2) 落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.580	2, 4, 6
西南山地(滇、川为主的西南群山区域, 包括无量山、拱王山、点苍山、六昭山、乌蒙山、峨眉山及附近区域) Southwest Mountains regions (Southwest Mountains Regions mainly located in Yunnan and Sichuan, including Wuliangshan, Gongwangshan, Diancangshan, Liuzhaoshan, Wumengshan, Emei Mountains and adjacent regions)	5	落瓣短柱茶 <i>C. kissi</i> (20) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (11) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (1) 小果短柱茶 <i>C. confusa</i> (1) 短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (1)	0.547	2, 4
浙南山地(浙南、皖南和赣东北的山地, 包括天目山、黄山、仙霞岭、括苍山、怀玉山、雁荡山及附近区域) South Zhejiang Mountains regions (South Zhejiang, South Anhui and Northeast Jiangxi Mountains, including Tianmu, Huangshan, Xianxialing, Kuocang, Huaiyu, Yandang Mountains and adjacent regions)	6	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (19) 粉红短柱茶 <i>C. puniceiflora</i> (4) 小果油茶 <i>C. meiocarpa</i> (1) 长瓣短柱茶 <i>C. grijsii</i> (1) 窄叶短柱茶 <i>C. fluvialis</i> (1) 细叶短柱茶 <i>C. microphylla</i> (1)	0.477	2, 4
台湾地区(台湾岛内地区) Taiwan regions (Taiwan Island regions)	1	短柱茶 <i>C. brevistyla</i> (2)	0.000	2

四纪冰期山茶属物种重要的避难所,保存着较高的山茶属物种多样性和遗传多样性。山茶属内,同组物种间甚至不同组物种间的杂交较普遍,种间杂交和多倍化是推动山茶属物种进化的重要因素(闵天禄, 2000)。南岭地区具有较高的油茶组和短柱茶组物种多样性,而且具有不同染色体倍性的物种(表3),暗示该地区可能是普通油茶及其野生近缘种的种间杂交带。苗岭地区也是长江流域与珠江流域的分水岭,生物多样性丰富,也是潜在的植物避难所之一(张华海和张旋, 2007; 赵富伟等, 2014)。苗岭地区也具有较高的油茶组和短柱茶组物种多样性(表3),可能是普通油茶及其野生近缘种的种间杂交带。岭南山地和南海地区也具有较高的油茶组和短柱茶组物种多样性(表3),但主要位于野生普通油茶的中低适生区(崔相艳等, 2016)。武夷山是长江流域与东南沿海诸河流域的分水岭,生物多样性水平高,也可能是第四纪冰期潜在的植物避难所(陈冬梅等, 2011)。武夷山地区油茶组和短柱茶组物种多样性较高(表3),而且位于野生普通油茶的高适生区(崔相艳等, 2016),可能也是普通油茶及其野生近缘种的种间杂交带。

油茶组和短柱茶组物种也是山茶属中分布最北的类群(张文驹和闵天禄, 1999)。山茶属中分布中心靠西、西北和北部的组比靠南的组拥有更多的多倍体,可能与第四纪西部和北部地区较大的地质气候变化有关(叶俊伟等, 2017),多倍体可能更能适应生境的变化;此外,山茶属扩散的方向也可能是从南向北(张文驹和闵天禄, 1999)。根据油茶组和短柱茶组物种多样性从南向北的下降趋势(表3),南岭地区可能是油茶组和短柱茶组物种第四纪冰期避难所,冰期后向北的扩散路线可能是:(1)南岭地区-苗岭地区-武陵山地区;(2)南岭地区-武夷山地区;(3)南岭地区-罗霄山地区,这也与亚热带地区其他一些阔叶林植物的谱系地理历史类似(叶俊伟等, 2017)。野生普通油茶潜在的高适生区主要也是在这三条可能的扩散路线上(崔相艳等, 2016)。普通油茶是山茶属中分布最广的物种之一,这可能与人为广泛的引种驯化和栽培有关。但分布区北部的六倍体普通油茶具有较强的低温耐受性,也可能是适应气候变化的结果(庄瑞林, 2008; Chen et al, 2017)。普通油茶及其野生近缘种的潜在种间杂交带也可能是普通油茶的遗传多样性中心和起源中心,值得开展深入研究。

4 普通油茶野生近缘种的保护与利用

栽培普通油茶源自野生普通油茶,野生普通油茶是普通油茶育种宝贵的遗传资源。目前,油茶遗传资源的采集、研究和利用主要集中于栽培品种,主要包括农家品种、优良无性系、家系和杂交组合,对野生油茶的关注不多(陈永忠, 2008; 庄瑞林, 2008)。这可能是因为,在重要农艺性状上,特别是与产量密切相关的主要经济性状方面,栽培油茶要明显优于野生油茶。但是,野生油茶的遗传多样性可能显著高于栽培油茶,可能拥有更丰富的农艺性状变异,例如病虫害抗性、特殊脂肪酸组成等,挖掘与利用这些优质野生遗传资源,有助于选育优良的栽培油茶品种。野生普通油茶主要分布在亚热带低山丘陵地区,生长于低海拔的疏林、林缘和路边,受人为活动影响较大。由于各地大量砍伐和过度开发森林资源,野生普通油茶资源遭受严重破坏。据笔者实地考察,原有大量标本采集记录的不少调查点,现已很难找到野生普通油茶(如浙江天目山、广西猫儿山)。因此,应尽快制定相应的管理与保护措施,加强野生普通油茶资源的保护与合理利用。针对野生普通油茶潜在分布的高适生区(崔相艳等, 2016),以及油茶组和短柱茶组物种多样性较高的区域(表3),应优先开展研究与保护工作。

了解普通油茶野生近缘种遗传多样性的地理格局有助于遗传资源的挖掘与利用,但相关研究报道较少。崔相艳等(2017)^①基于35对微卫星分子标记分析了我国纬度梯度分布的7个野生普通油茶居群的遗传结构,发现野生普通油茶具有明显的纬度梯度遗传分化,遗传多样性随着纬度的升高有下降的趋势,这也提示可能存在从南向北的扩散。姚小华等(2011)对我国普通油茶主产区的栽培普通油茶籽的粗脂肪含量及脂肪酸组成进行了分析,发现粗脂肪含量与地理经度和纬度均有显著的负相关,硬脂酸含量与纬度呈显著负相关。笔者对庐山和井冈山不同海拔的野生普通油茶籽的分析也显示,粗脂肪含量与纬度呈显著负相关;此外,多不饱和脂肪酸含量与纬度呈显著正相关,维生素E和茶皂素含量与纬度呈显著正相关,野生普通油茶籽茶皂素含量显著高于栽培普通油茶籽(未发表数据)。野生普通

^① 崔相艳 (2017) 野生油茶潜在分布及纬度梯度遗传分化格局. 硕士学位论文, 南昌大学, 南昌.

油茶籽脂肪酸等化学成分变异的地理格局仍需进行深入研究, 其分子生态学机理仍不清楚。此外, 普通油茶不同野生近缘种间种子脂肪酸等化学成分变异可能更大(闵天禄, 2000), 但相关的系统研究仍未见报道, 相关研究的开展有助于发现有重要营养、药用等经济价值的遗传资源。

黄宏文(2009)通过回顾猕猴桃(*Actinidia chinensis*)驯化改良和产业发展的百年历史, 提出了利用天然杂交带的基因渐渗作用开展野生植物新种质和新基因型发掘的思路。多年生木本植物由于世代时间长, 自交不亲和甚至雌雄异株, 倍性变异复杂, 导致传统杂交育种周期长且效果不佳(黄宏文, 2009)。物种间同域分布产生的天然杂交带, 由于长期频繁的种间杂交和基因渗入, 会产生丰富的基因型变异和表型变异, 从而为选择育种提供了天然的育种场(黄宏文, 2009)。在此基础上, 结合分子标记技术进行优异基因型的挖掘与利用, 可以大大促进木本植物的遗传育种。普通油茶野生近缘种遗传资源的挖掘与利用也可借鉴猕猴桃遗传资源研究的宝贵经验, 特别要针对南岭地区、苗岭地区和武夷山地区等潜在的普通油茶及其野生近缘种的杂交带开展调查与研究。其中, 染色体倍性变异的种间杂种可能拥有最为丰富的遗传变异, 可以为油茶育种提供宝贵的遗传资源。

世界主要多年生油料作物油棕榈(*Elaeis guineensis*)和油橄榄(*Olea europaea* ssp. *europaea* var. *sativa*)的驯化和育种主要都是提高果实中含油部分(中果皮)所占的比例(Barcelos et al, 2015; Besnard & Rubio de Casas, 2016)。其中, 油棕榈就因为对控制内果皮厚度的单基因的有效利用, 使中果皮的比例增加了30%, 即果实的含油率提高了30% (Singh et al, 2013; Barcelos et al, 2015)。油茶育种中最关键的经济性状之一也是种子含油部分占果实的比例(出籽率/出仁率)。小果油茶果实小、果皮薄、出籽率高; 越南油茶果实大, 往往果皮厚、出籽率低; 普通油茶的果实大小、果皮厚度和出籽率介于前两者之间, 但产量最高、分布最广(庄瑞林, 2008; 国家林业局国有林场和林木种苗工作总站, 2016)。不同油茶间的杂交渐渗可能产生优良果实性状, 促进选育果大、出籽率高的高产油茶。姚小华和黄勇(2013)的研究显示小果油茶与普通油茶间可能存在种间杂交与基因渗入。小果油茶与普通油茶的潜在杂交带

也位于南岭和武夷山地区(表3)。关注小果油茶与普通油茶间的天然杂交与基因渗入, 可能有助于选育出籽率高的普通油茶, 显著提高油茶的产油量。

参考文献

- Ackerman WL (1971) Genetic and cytological studies with *Camellia* and related genera. Technical Bulletin No. 1427, USDA. US Government Printing Office, Washington DC.
- Barcelos E, Rios SA, Cunha RNV, Lopes R, Motoike SY, Babiychuk E, Skirycz A, Kushnir S (2015) Oil palm natural diversity and the potential for yield improvement. *Frontiers in Plant Science*, 6, 190.
- Besnard G, Rubio de Casas R (2016) Single vs multiple independent olive domestications: The jury is (still) out. *New Phytologist*, 209, 466–470.
- Chang HT, Ren SX (1998) Theaceae (1): Theoideae. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 49 (3). Science Press, Beijing. (in Chinese) [张宏达, 任善湘 (1998) 山茶科 (一): 山茶亚科. 中国植物志第四十九卷第三分册. 科学出版社, 北京.]
- Chen DM, Kang HZ, Liu CJ (2011) An overview on the potential Quaternary glacial refugia of plants in China Mainland. *Bulletin of Botanical Research*, 31, 623–632. (in Chinese with English abstract) [陈冬梅, 康宏樟, 刘春江 (2011) 中国大陆第四纪冰期潜在植物避难所研究进展. 植物研究, 31, 623–632.]
- Chen JM, Yang XQ, Huang XM, Duan SH, Long C, Chen JK, Rong J (2017) Leaf transcriptome analysis of a subtropical evergreen broadleaf plant, wild oil-tea camellia (*Camellia oleifera*), revealing candidate genes for cold acclimation. *BMC Genomics*, 18, 211.
- Chen YZ (2008) Oil Tea *Camellia* Superior Germplasm Resources. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [陈永忠 (2008) 油茶优良种质资源. 中国林业出版社, 北京.]
- Cui XY, Wang WJ, Yang XQ, Li S, Qin SY, Rong J (2016) Potential distribution of wild *Camellia oleifera* based on ecological niche modeling. *Biodiversity Science*, 24, 1117–1128. (in Chinese with English abstract) [崔相艳, 王文娟, 杨小强, 李述, 秦声远, 戎俊 (2016) 基于生态位模型预测野生油茶的潜在分布. 生物多样性, 24, 1117–1128.]
- Gao JY, Parks CR, Du YQ (2005) Collected Species of The Genus *Camellia*: An Illustrated Outline. Zhejiang Science and Technology Press, Hangzhou. (in Chinese and in English) [高继银, 帕克斯, 杜跃强 (2005) 山茶属植物主要原种彩色图集. 浙江科学技术出版社, 杭州.]
- Gu ZJ, Sun XF (1997) A karyomorphological study of seventeen species of Chinese *Camellia*. *Acta Botanica Yunnanica*, 19, 159–170. (in Chinese with English abstract) [顾志建, 孙先凤 (1997) 山茶属17个种的核形态学研究. 云南植物研究, 19, 159–170.]

- Huang HW (2009) History of 100 years of domestication and improvement of kiwifruit and gene discovery from genetic introgressed populations in the wild. *Chinese Bulletin of Botany*, 44, 127–142. (in Chinese with English abstract) [黄宏文 (2009) 猕猴桃驯化改良百年启示及天然居群遗传渐渗的基因发掘. *植物学报*, 44, 127–142.]
- Huang SF, Hsu PS (1985) Karyotype analysis of *Camellia kissii* Wall. *Guihaia*, 5, 369–372. (in Chinese with English abstract) [黄少甫, 徐炳声 (1985) 落瓣油茶染色体核型的分析. *广西植物*, 5, 369–372.]
- Li GT, Liang T (1990) Chromosome numbers and karyotypes in the genus *Camellia*. *Guihaia*, 10, 127–138. (in Chinese with English abstract) [李光涛, 梁涛 (1990) 山茶属植物的染色体数目和核型. *广西植物*, 10, 127–138.]
- Li MQ (1981) Karyotypes and Giemsa C-banding analyses of *Camellia oleifera* and *Castanea mollissima*. *Forest Science and Technology*, (4), 9–12. (in Chinese) [黎麦秋 (1981) 普通油茶、板栗染色体组型和Giemsa C-带的带型研究. *林业科技通讯*, (4), 9–12.]
- Lin XY, Peng QF, Lü HF, Du YQ, Tang BY (2008) Leaf anatomy of *Camellia* Sect. *Oleifera* and Sect. *Paracamellia* (Theaceae) with reference to their taxonomic significance. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 183–193. (in Chinese with English abstract) [林秀艳, 彭秋发, 吕洪飞, 杜跃强, 汤妣颖 (2008) 山茶属油茶组和短柱茶组叶解剖特征及其分类学意义. *植物分类学报*, 46, 183–193.]
- Lü HF, Zhou LH, Gu ZJ, Xia LF (1993) Studies on the karyotypes of five species of *Camellia*. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 8, 307–311. (in Chinese with English abstract) [吕华飞, 周丽华, 顾志建, 夏丽芳 (1993) 山茶属5种植物的核型研究. *云南农业大学学报*, 8, 307–311.]
- Ming TL (2000) Monograph of the Genus *Camellia*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [闵天禄 (2000) 世界山茶属的研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Ming TL, Bartholomew B (2007) *Camellia*. In: *Flora of China*, 12, pp. 367–412.
- Mo ZQ (1990) Karyotype analysis in *Camellia vietnamensis*. *Guihaia*, 10, 31–32. (in Chinese with English abstract) [莫泽乾 (1990) 越南油茶的核型分析. *广西植物*, 10, 31–32.]
- Pan JX (2008) Translation and Annotation of *Tiangong Kaiwu*. Shanghai Ancient Books Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [潘吉星 (2008) 天工开物译注. 上海古籍出版社, 上海.]
- Qi LL, Lü FD, Zhang ZG, Lin ZP, Wang ZX, Zhang WH (1986) An analysis of the types of the chromosomes and the C-bands of the three plants in *Camellia*. *Nonwood Forest Research*, 4, 40–46. (in Chinese with English abstract) [漆龙霖, 吕芳德, 张志刚, 林兆平, 王正询, 张文慧 (1986) 山茶属三种植物染色体组型及C-带带型分析. *经济林研究*, 4, 40–46.]
- Shi SH (1979) Collation and Annotation of *Nongzheng Quanshu*. Shanghai Ancient Books Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [石声汉 (1979) 农政全书校注. 上海古籍出版社, 上海.]
- Singh R, Low ETL, Ooi LCL, Ong-Abdullah M, Ting NC, Nagappan J, Nookiah R, Amiruddin MD, Rosli R, Manaf MAA, Chan KL, Halim MA, Azizi N, Lakey N, Smith SW, Budiman MA, Hogan M, Bacher B, Van Brunt A, Wang CY, Ordway JM, Sambanthamurthi R, Martienssen RA (2013) The oil palm *SHELL* gene controls oil yield and encodes a homologue of SEEDSTICK. *Nature*, 500, 340–344.
- State Forestry Administration State-Owned Forest Farm and Tree Seedling Work Master Station (2016) *Oil-Tea Camellia Cultivars in China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [国家林业局国有林场和林木种苗工作总站 (2016) 中国油茶品种志. 中国林业出版社, 北京.]
- State Forestry Administration of the People's Republic of China (2009) *National Oil-Tea Camellia Industry Development Plan (2009–2020)*. (in Chinese) [国家林业局 (2009) 全国油茶产业发展规划(2009–2020年).]
- USDA-FAS (2017) *Oilseeds: World Markets and Trade*, 11.09. <http://usda.mannlib.cornell.edu/usda/fas/oilseed-trade//2010s/2017/oilseed-trade-11-09-2017.pdf>. (accessed on 2018-4-4)
- Vijayan K, Zhang WJ, Tsou CH (2009) Molecular taxonomy of *Camellia* (Theaceae) inferred from nrITS sequences. *American Journal of Botany*, 96, 1348–1360.
- Wang JX, Tang YC (2015) Translation and Annotation of *Jiuhuang Bencao*. Shanghai Ancient Books Publishing House, Shanghai. (in Chinese) [王锦秀, 汤彦承 (2015) 救荒本草译注. 上海古籍出版社, 上海.]
- Wang R, Chen YZ (2015) Current status and upgrading strategy of oil-tea camellia industry in China. *China Forestry Science and Technology*, 29(4), 6–10. (in Chinese) [王瑞, 陈永忠 (2015) 我国油茶产业的发展现状及提升思路. *林业科技开发*, 29(4), 6–10.]
- Wu XQ, Xu GB, Liang Y, Shen XB (2013) Genetic diversity of natural and planted populations of *Tsoongiodendron odorum* from the Nanling Mountains. *Biodiversity Science*, 21, 71–79. (in Chinese with English abstract) [吴雪琴, 徐刚标, 梁艳, 申响保 (2013) 南岭地区观光木自然和人工迁地保护种群的遗传多样性. *生物多样性*, 21, 71–79.]
- Xing FW, Chen HF, Wang FG, Chen ZM, Zeng QW (2011) *Inventory of Plant Species Diversity in Nanling Mountains*. Huazhong University of Science and Technology Press, Wuhan. (in Chinese) [邢福武, 陈红锋, 王发国, 陈振明, 曾庆文 (2011) 南岭植物物种多样性编目. 华中科技大学出版社, 武汉.]
- Yang Y (1992) Initial study on the origin of *Camellia oleifera* in China. *Agricultural History of China*, 3, 74–77. (in Chinese) [杨抑 (1992) 中国油茶起源初探. *中国农史*, 3, 74–77.]
- Yao XH, Huang Y (2013) The Resource and Genetic Diversity

- of *Camellia meiocarpa* Hu. Science Press, Beijing. (in Chinese) [姚小华, 黄勇 (2013) 小果油茶资源与遗传多样性研究. 科学出版社, 北京.]
- Yao XH, Wang YP, Wang KL, Ren HD (2011) Effects of geographic latitude and longitude on fat and its fatty acid composition of oil-tea camellia seeds. *China Oils and Fats*, 36, 31–34. (in Chinese with English abstract) [姚小华, 王亚萍, 王开良, 任华东 (2011) 地理经纬度对油茶籽中脂肪及脂肪酸组成的影响. 中国油脂, 36, 31–34.]
- Ye JW, Zhang Y, Wang XJ (2017) Phylogeographic history of broad-leaved forest plants in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 5894–5904. (in Chinese with English abstract) [叶俊伟, 张阳, 王晓娟 (2017) 中国亚热带地区阔叶林植物的谱系地理历史. 生态学报, 37, 5894–5904.]
- Zhang HH, Zhang X (2007) Biodiversity Researches on Leigongshan National Nature Reserve. Guizhou Science and Technology Press, Guiyang. (in Chinese) [张华海, 张旋 (2007) 雷公山国家级自然保护区生物多样性研究. 贵州科技出版社, 贵阳.]
- Zhang WJ, Ming TL (1999) A cytogeological study of genus *Camellia*. *Acta Botanica Yunnanica*, 21, 184–196. (in Chinese with English abstract) [张文驹, 闵天禄 (1999) 山茶属的细胞地理学研究. 云南植物研究, 21, 184–196.]
- Zhao FW, Yao Y, Tang XJ, Xie ZG, Yang SG, Yu YF, Wu JY, Zhou JJ, Zhang SL, Li P, Yang SJ, Lei QY, Xue DY (2014) Plants in starter culture for brewing traditional liquor of Miao ethnic group in Leigongshan Mountain, Guizhou. *Plant Diversity and Resources*, 36, 261–266. (in Chinese with English abstract) [赵富伟, 姚瑶, 唐秀俊, 谢镇国, 杨胜国, 余永富, 武建勇, 周江菊, 张世玲, 李萍, 杨绍军, 雷启义, 薛达元 (2014) 贵州雷公山地区苗族的酒曲植物. 植物分类与资源学报, 36, 261–266.]
- Zhou S, Zhu JH, Xiao JZ, Xiang HG, Shi YF (2001) Distant crossing trial with oil tea camellia. *Nonwood Forest Research*, 19, 20–25. (in Chinese with English abstract) [周盛, 朱金惠, 肖景治, 向红贵, 石燕飞 (2001) 油茶远缘杂交育种试验. 经济林研究, 19, 20–25.]
- Zhuang RL (2008) Oil-Tea *Camellia* in China, 2nd, edition. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [庄瑞林 (2008) 中国油茶(第2版). 中国林业出版社, 北京.]
- Zou JZ, Liu NZ, Xie GH, Jiang JM (1989) Collation and Annotation of Sannong Ji. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [邹介正, 刘乃壮, 谢庚华, 江君谟 (1989) 三农纪校释. 中国农业出版社, 北京.]

(责任编辑: 高连明 责任编辑: 时意专)